Ein Beitrag zur geschlechtlichen Differenzierung bei Urodelen.

(Amblystoma mexicanum.)

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER

MEDIZINISCHEN DOKTORWÜRDE

AN DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT

ZU BERLIN.

Von

Jadwiga Bukowska
aus Warschau.

Tag der Promotion: 3. August 1909.

Berlin 1909
Druck von Emil Ebering
Mittelstraße 29.

Gedruckt mit Genehmigung

der

Medizinischen Fakultät der Universität Berlin.

Referent: Prof. Dr. O. Hertwig.

Meinem hochverehrten Onkel

Herrn M. v. Bukowski

gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/einbeitragzurges0002jadw

Ein Beitrag zur geschlechtlichen Differenzierung bei Urodelen.

(Amblystoma mexicanum.)

Als Material zur Untersuchung der sexuellen Differenzierung bei Urodelen gebrauchte ich den Axolotl, die bekannte und viel gezüchtete neotenische Larve des nordamerikanischen Querzahnmolches, Amblystoma mexicanum, an dessen Larvennatur A. v. Humboldt und Cuvier nicht zweifelten, und welches durch viel genannte Versuche der künstlichen Metamorphosierung im Pariser Laboratorium allgemeines Interesse erregte. Dieses Material eignete sich besonders für meine Zwecke, da die Reifung des Tieres spät erfolgt und die einzelnen Stadien der Zellentwicklung sich mit Genauigkeit verfolgen lassen.

Neben einigen Serien des Anatomisch-Biologischen Instituts, welche, mit Carnoyschen und Zenkerschen Flüssigkeiten fixiert, durch Hämatoxylin Orange und Hämatoxylin-Eosin gefärbt, mir zur Verfügung standen, untersuchte ich eine Reihe Embryonen von ganz jungen Stadien, gleich nach dem Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei, systematisch aufwärts bis zum Stadium, in dem der Dimorphismus der Sexualorgane sich ausgebildet hat. Unter den Fixierungsmethoden haben sich Flemmingsche Chrom-Osmiumsäure und Pikro-Sublimat-Essigsäure als vorzüglich erwiesen. Das frisch entnommene Material behält bei Anwendung dieser Methoden die Unversehrtheit der Gewebe und ursprüngliche Beschaffenheit der Zellstruktur, was unter anderem in der Vermeidung der Kernvakuolisierung und Ablösung des Zellplasmas zum Ausdruck kommt. Zur Tinktion verwandte ich hauptsächlich die Heidenhainsche Methode (mit Weigertschem Hämatoxylin) und J. Cajal's Doppelfärbung (Magentarot und Pikroindigokarmin) nachdem eine Behandlung mit

Eisenhämatoxylin vorangegangen war (Modifikation von Poll). Die Behandlung der Tiere in toto, wie ich sie ursprünglich beabsichtigte, um eine Uebersicht über die anderen Organe zu erlangen, hat sich als unmöglich herausgestellt, da der Gehalt an festen Futterbestandteilen in den Intestina jeden Gebrauch des Mikrotommessers unmöglich macht. Nur ganz junge Larven ließen sich in toto behandeln, die übrigen aber nach vorgenommener Exenteration.

Befunde am Amblystoma album.

Larve 11 mm lang bleibt im indifferenten Stadium der Entwicklung; Stützgewebszellen sind nicht vorhanden; die Vorniere besitzt zwei Vornierentrichter; der Wolffsche Gang reicht ganz bis zur Kloake. In der hinteren Hälfte der Gesamtlänge, ungefähr an der Stelle, wo die Lungenblase aufhört, beginnt der Genitalzellenstrang. Proximal- und distalwärts auf einer ganz kleinen Strecke besteht die Anlage aus kleinen Peritonealzellen, in denen sich keine Geschlechtszellen befinden; der mittlere Teil enthält große, schwach färbbare Geschlechtszellen, die medialwärts von den Urnierengängen an beiden Seiten des Mesenteriums angelegt sind. Sie sind in dem ganzen medialen Abschnitt zerstreut, ohne eine segmentale Anordnung zu zeigen.

Larve 13 mm lang, unterscheidet sich nicht wesentlich von der oben beschriebenen. 2,5 mm von dem Kopfende entfernt, steigt der Wolffsche Gang an die Seite des Mesenteriums herab. Die Ureier sind zwischen dem Mesenterium und Urnierengang lokalisiert, ohne daß es zur Bildung einer selbständigen Falte kommt. Dotter ist noch reichlich in den Zellen vorhanden und verleiht den großen Ureiern eine zarte, bläschenförmige Beschaffenheit. Die Länge der Genitalanlage beträgt 2,6 mm. Serienschnitte in diesen beiden, wie in allen übrigen Fällen sind von 5 μ bis 10 μ ausgeführt.

Larve 13,5 mm lang. Caudalwärts vom Kopfteil des Wolffschen Körpers, auf der Höhe des siebenten Spinalganglion ist der Anfang der Keimdrüse angelegt. Die Einteilung der Genitalanlage in progonale und epigonale Region, die bei Anuren üblich ist, läßt sich bei Urodelen vermeiden, da diese geschlechtszellenlosen Abschnitte von Anfang an unbedeutend sind und sich in der späteren Entwicklung, bei Vergrößerung der Drüse, vollständig verlieren. Während der proximale Teil als epithelialer Strang zwischen den Urnierenkanälchen in der Nähe der Aorta keine Selbständigkeit im organogenetischen Sinne verrät, so stülpt sich der gonale Teil, gleichzeitig mit dem Erscheinen der Genitalzellen knospenförmig in das Coelom hinein. Auf diese Weise kommt die bilaterale primordiale Geschlechtsdrüse zur Anlage. Das Keimepithel derselben stellt sich als verdickte unmittelbare Fortsetzung des flachen Peritonealepithels dar. Die Drüse besteht in diesem Stadium, sowie in den nächstfolgenden ausschließlich aus zelligen Elementen: α) primären Ureiern mit Einschluß des Dottermaterials, β) sekundären Ureiern, einer späteren Form, in der sich kein Dotter nachweisen läßt, γ) kleinen Peritonealzellen. Wenn Protoplasmaklumpen ab und zu zum Vorschein kommen, so zeigen sie dieselbe Farbenaffinität wie der Geschlechtszellenleib und sind deren Zerfallsprodukte. Die Zellen der intermediären Zone zwischen der Drüse und den Kanälchen der Urniere sind in reger Vermehrung durch indirekte Kernteilung begriffen. Die Länge der primordialen Geschlechtsdrüse beträgt 2,88 mm.

Larven von 14 mm und 15,5 mm Länge. In den Urnierenkanälchen kommt eine deutliche Lichtung zum Vorschein. Die Wolffschen Gänge münden in die Kloake. Ungefähr 5 mm vom rostralen Ende der Larve, 0,72 mm von der Stelle, wo der Urnierengang nach der Mitte zu sich krümmt, ragt die Keimdrüse, als schmale Leiste in die Coelomhöhle hinein. Durch Vermehrung tragen die Geschlechtszellen zur

Vergrößerung der Geschlechtsdrüse bei. Die Peritonealzellen vermehren sich nicht wesentlich. Die kleinzelligen Bestandteile ordnen sich in immer dichteren Zügen zwischen den primitiven Eiern und schließen sie in Gruppen ein. Mehr nach dem Zentrum zu gerückt erscheinen sekundäre einzelne Geschlechtszellen, welche im Aussehen den Eiern ähneln, mit ihnen aber nicht identifiziert werden dürfen; sie gehören dem indifferenten Typus an. Der Kern ist hier groß, der Protoplasmasaum (Fig. 1) schmal, das Chromatin behält unregelmäßige klumpige Beschaffenheit, Kernkörperchen zu zweien oder zu mehreren im Nukleus sind infolge ihrer starken Färbbarkeit deutlich zu unterscheiden.

Larve 27 mm lang. Die knorpelige Anlage des Skelets ist schon entwickelt; das Leberparenchym zeigt balkenartige Beschaffenheit. Die linke Keimleiste beginnt im Bereiche des achten Spinalganglion, die rechte etwas tiefer, ungefähr am neunten, dabei ist jedoch kein Unterschied in der Länge der beiden Drüsen vorhanden, da die linke auch früher als die rechte aufhört. Die indifferente Geschlechtsdrüse enthält zahlreiche sekundäre Ureier, welche sich im Ruhestadium befinden. In ihrer Anordnung ist keine nachweisbare Schichtung vorhanden, sie finden sich in dem Parenchym des Organs zerstreut und treten in diesem Stadium in nähere Beziehung zu den Peritonealzellen der Keimdrüse. Sie bekommen infolge der Umlagerung von Peritonealzellen eine follikuläre Beschaffenheit; dabei vergrößert sich die Keimdrüse und rückt immer mehr in die Leibeshöhle, wodurch es zur Entwicklung des verdünnten Halsteiles und der voluminösen Drüse kommt.

Im Winkel zwischen der Urniere und der indifferenten Geschlechtsdrüse kommt es zur starken Proliferation der Stützgewebszellen, welche in Form von kleinkernigen Zellenhaufen an der Basis der Geschlechtsdrüse gruppiert sind, nach der medialen Seite zu gerückt. Aehnliche Zellen befinden sich im Mesenterium der Drüse, zwischen beiden Peritoneal-

blättern, bis zur Kapsel des Malpighischen Körperchens aufwärts, ohne dabei strangartige Anordnungen aufzuweisen. An einem Präparat derselben Größe beobachtete ich die Zellengruppierungen, die als Zellenstränge gedeutet werden könnten; ich war geneigt sie als Geschlechtsstränge aufzufassen. Sie zogen auf verschiedenen Schnitten von der Malpighischen Kapsel nach der Drüse zu. Es war aber dies nur ein einzelner Fall, wo diese Gruppierung zustande kam und sie wiederholte sich bei keinem andern Exemplar von derselben oder nächstfolgenden Größe.

Gleichzeitig mit der Proliferation der Stützzellen sprossen vom Malpighischen Körperchen her die Blutgefäße in das Parenchym der Keimdrüse hinein.

Larven 34 mm und 40 mm lang, enthalten zwischen dem Pronephros und der bleibenden Niere die Anlage des Müllerschen Ganges, der an der lateralen Peripherie der Urniere in Form einer ursprünglich homogenen Zellwucherung auftritt, die allmählich ihre Lichtung bekommt. Sie zeigt sich nur in der oberen Partie derselben, in der unteren fehlt sie noch.

Die Ureier in der Keimdrüse verharren im Ruhezustand, sie bekommen nur eine immer deutlichere follikuläre Struktur, wobei die Peritonealzellen sich in mehreren Schichten um sie herum lagern. Der Nukleus ist durch seine Kernmembran vom Zellplasma scharf getrennt; sein Chromatin behält die klumpige Anordnung.

Die Stützgewebszellen bilden, ohne den direkten Zusammenhang mit der Drüse zu verlieren, eine kreisförmige Ausbiegung, und gehen so eine selbständige Formation ein. Die Ausbuchtung enthält keine Höhlung, bekommt eigene Gefäße aus dem Halse der Geschlechtsdrüse. Die Proliferation also geht hier nach zwei Richtungen vor sich, einerseits bildet sie die zellige Anlage des Fettkörpers, andererseits durch Eindringen der Stützzellen samt den Gefäßen in die Drüse hinein das Mark derselben.

Larve 6,5 cm lang. Der Müllersche Gang verläuft fast in der vollen Länge der Drüse. Im Parenchym derselben treten Lichtungen an mehreren Stellen auf. Die Lumina gestalten sich bald zu netzartigen Kanälchen, bald nehmen sie eine große Weite an. Beim ersten Typus besteht cytologisch noch kein Unterschied von der indifferenten Geschlechtsdrüse, der letzte aber mit zentralem Ovarialkanal ausgestattet besitzt folgende Merkmale eines Ovariums: um den weiten Kanal finden sich übermäßig große Ovogonien, deren Kern wabige Struktur zeigt. Sein Verhältnis zum Zellplasma, gegenüber der indifferenten Zelle hat zugunsten des Zellplasmas zugenommen. Das Follikelepithel geht aus der mehrschichtigen Anordnung in die einschichtige über. Die Albuginea umgibt das Ovarium. Der Fettkörper bleibt als unbedeutendes Anhängsel medialwärts angelegt, er enthält keine Blutgefäße.

Eine von mir untersuchte Larve von 10 cm Länge hat sich zum Männchen ausgebildet. Der Hoden des Amblystoma unterscheidet sich vom Ovarium im folgenden: Das Volumen des Organs bleibt gering. Das feine Netz der Vasa deferentia teilt die Drüse in mehrfache Zellkomplexe, die als Ampullen bezeichnet werden können. Die Kleinheit der Zelle, Beschaffenheit ihres Kernes und Anordnung zueinander unterscheiden die Spermatogonie von der Ovogonie. Die letzteren bilden riesig große Zellen im Vergleich zu den Spermatogonien. Das Hauptmerkmal der männlichen Geschlechtszelle besteht in der Beschaffenheit ihres Kernes; denn er ist lappig; dies unterscheidet ihn von dem runden Kern der weiblichen Keimdrüse. Die Mitochondrien im Cytoplasma nehmen regelmäßige Gestaltung an; bald verlaufen sie als einzelne Fäden, bald befinden sie sich in Diplose. Die Nukleoli sind zu mehreren in jedem Kern vorhanden. Es läßt sich daraus schließen, daß die Zelle sich zur nächstfolgenden Teilung zu Spermatozyten anschickt. Augenfällig ist hier die Größe des Fettkörpers, welcher ein selbständiges Organ geworden ist. Sein Volumen

erreicht das des Hodens selbst, ja sogar in manchen Fällen übertrifft er es bedeutend. Der reichliche Gehalt an Blutgefäßen beweist, daß es alle Eigenschaften des funktionierenden Organs besitzt.

Mit diesen definitiven Befunden schließe ich den deskriptiven Teil meiner Arbeit und gehe über zur Zusammenfassung der erlangten Resultate.

Die Tragweite der Ergebnisse, die die Biologie seit einigen Dezennien auf dem Gebiete der sexuellen Differenzierung hervorgebracht hat, beweist, daß das Problem zu den wichtigsten gehört, deren Lösung der Histogenese anheimgestellt ist. Die strenge Betonung der Morphologie durch Methoden, die dem Anatomen und Embryologen zu Gebote stehen, führt zu immer eingehenderen Aufschlüssen über die Gestaltung organischer Körper und ihre Beziehungen zu einander.

So viel Widersprüche in der Lehre von der Entwicklung der Keimdrüse vorhanden sind, so läßt sich trotzdem eine gewisse Konstanz in den Befunden verfolgen und die wichtigsten Ergebnisse generalisieren.

Burdach und Oken vertraten das spekulative Dogma, daß der Hoden durch weitere Entwicklung des Eierstockes zustande kommt. Daraus geht hervor, daß die ursprüngliche Form aller Embryonen die weibliche ist. Rathke bezeichnet die Keimdrüse als höhere Entwicklung der Urniere und weist auf die Indifferenz der Anfangsstadien bei der Keimdrüse hin. J. Müller widerspricht dem: der Keimstoff zu diesen Organen werde zu einer gewissen Zeit von den Blutgefäßen abgesetzt und zwar dort, wo diese Ausscheidung in dem Entwicklungsprozesse der einzelnen Teile aus dem Keime des Ganzen notwendig wird, so daß jedes Organ eigentümlichen und virtuell verschiedenen Keimstoff erhält und die dem Organe eigentümliche Bildung aus sich selbst organisiert werde, so wie es bereits C. F.

Wolff gedacht hat. Remak begründete die Theorie, daß das mittlere Keimblatt zum Mutterboden der Urogenitalanlage wird. Pflüger erkannte im Peritonealepithel die Bildungsstelle der Genitalanlage, indem er den Zusammenhang der Eischläuche mit demselben beobachtete. Mit Waldeyer kam der Wendepunkt in der Geschichte der Kenntnis von der Entwicklung der Sexualorgane. Er beantwortete erfolgreich die Frage über die Entstehung des Ureies aus dem Keimepithel der Coelomhöhle. Bestätigt durch die Untersuchungen von Bornhaupt und Borsenkow ist sein Standpunkt allgemein anerkannt.

Bei Amblystoma entwickelt sich die Genitalanlage bei sehr jungen Larven an der Stelle, wo das parietale und viscerale Blatt des Mesoblast sich vereinigen. Bei den jüngsten von mir untersuchten Tieren, von ungefähr elf Millimeter Länge, findet man zur Zeit wo die Extremitäten noch nicht angedeutet sind, weder makroskopisch, noch mittels der Lupe eine selbständige Bildung in der Coelomhöhle, welche auf das Vorhandensein der Genitaldrüse hinwiese. Mikroskopisch sieht man bilateral vom Mesenterium Zellenkomplexe, lokalisiert in der hinteren Hälfte des Embryo zwischen dem Urnierengang und der Aorta. Sie bestehen aus großen mit mit schwach färbbarem Kern versehenen Zellen, der primitiven Form der Geschlechtszelle, welche, nach der Terminologie von La Valette St. George und O. Hertwig Ureier heißen. Das Zellplasma ist hier verschwindend spärlich vorhanden, während der Kern den größten Teil des Zellleibes ausmacht. Die Kernmembran macht den Nukleus zu einem für sich vom Plasma scharf abgetrennten Gebilde. Ein großer Gehalt an achromatischen Substanzen bedingt seine schwache Färbbarkeit; das Chromatin nimmt keine regelmäßige Struktur an, die Kernkörperchen finden sich in großer Anzahl in der Zelle. Daneben finden sich in den hinteren Abschnitten der Anlage dotterhaltige primäre Geschlechtszellen, welche sich durch ihren einfachen Bau kennzeichnen. Die Kernmembran ist hier nicht festzustellen,

dadurch verliert sich die Grenze zwischen dem Kern und Plasma. Unzweifelhaft gehören sie dem jüngeren Entwicklungsstadium der sekundären Genitalzellen an.

Als zweiter Bestandteil der Geschlechtsdrüse treten kleine mit stark färbbaren Kernen versehene Zellen, Peritonealzellen, auf. Sie unterliegen dem Drucke der wachsenden Ureizellen und dadurch verändert sich die Gestalt ihrer Kerne, von rundlich ovaler bis Spindel- oder sogar Halbmondform. Aehnlich den Ureiern haben sie keine regelmäßige Gruppierung und ordnen sich vorläufig zu Genitalzellen nicht an. Die Geschlechtsprodukte behalten den Charakter von Zellen, die hinter der allgemeinen Entwicklung im Organismus zurückgeblieben sind, was schon aus der längeren Dauer des Dottergehaltes ersichtlich ist. Wie Rathke in seinen Untersuchungen auf das indifferente Stadium hinwies, so bestätigt auch die Entwicklung des Axolotl diesen Befund. Die Metamorphose im Bereiche der indifferenten Geschlechtszelle spielt sich hauptsächlich im Verhältnisse des Kernes zum Zellplasma ab; es erfolgt eine Reduktion seines Volumens, die Verteilung des Chromatins macht weitere Fortschritte, während zugleich seine Affinität zu färbenden Substanzen wächst. Die indifferente Geschlechtsdrüse, welche in der Keimleiste präformiert ist und durch das Emporwachsen in die Leibeshöhle ihre Selbständigkeit im organogenetischen Sinne erlangt, enthält Ureier von verschiedener Größe; hieraus läßt sich aber keinesfalls auf einen Hermaphroditismus derselben schließen. Die älteren Ureier befinden sich im Parenchym des Organs, während die Zellen jüngerer Provenienz kleiner sind und gleichzeitig an das Keimepithel stoßen. In keinem der beobachteten Stadien findet sich ein Dimorphismus der Geschlechtszellen bei einem und demselben Tiere. Alle indifferenten Zellen sind von gleichmäßiger Beschaffenheit und obwohl sie in manchen Beziehungen an Eier erinnern, so ist das kein Grund, die indifferente Drüse von vornherein

als weibliche zu bezeichnen und aus den weiblich präformierten Tieren die weitere Entwicklung der Geschlechter zu deduzieren.

Die weitere Entwicklung geht vor sich durch Gruppierung der Ureier, welche, direkt aneinanderliegend, Nester bilden und durch die Anordnung der Peritonealzellen um dieselben. Aus Untersuchungen von C. K. Hoffmann ist ersichtlich, daß die Nesterbildungen der Drüse weder den männlichen, noch den weiblichen Charakter verleihen: „sowohl in den Fällen, in welchen die Genitaldrüsen zu Hoden, als in den sie zu Ovarium werden sollen, entstehen aus den Ureiern die Zellnester und dadurch wird es ungemein schwierig, auch bei schon vollkommen entwickelten, aber noch sehr jungen Tieren zu entscheiden, ob man ein Männchen oder ein Weibchen vor sich hat.“ Bevor die Ureier in das Stadium der Zellnesterbildung übergehen, ordnet sich das Chromatin in ihnen so an, daß die klumpige Beschaffenheit des Kernes verloren geht und an deren Stelle der retikuläre Bau mit stark ausgeprägter Körnelung tritt.

Ueber den Modus der Zellteilung läßt sich hier schwer entscheiden. Neben sehr häufig auftretenden Bildern der in mitotischer Teilung begriffenen Peritonealzellen, kommen ganz vereinzelte Genitalzellen vor, die mit mitotisch angeordneten Chromosomen versehen sind. Dagegen tritt sehr häufig die „maulbeerförmige“ Struktur des Kernes auf; ob sie aber für die von La Valette St. George beschriebenen und von Nußbaum bestätigten maulbeerförmigen Typus der Kernteilung entscheidend ist, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen. Folgendermaßen äußert sich darüber C. K. Hoffmann in seinen Untersuchungen über Anamnien: „wenn hier wirklich direkte Kernteilung vorkommt, so ist es jedenfalls doch nur auf die allerersten Stadien der Ureierzellteilung beschränkt; schon sehr früh, bevor noch die ebenfalls schon frühzeitig auftretende Differenzierung

des Geschlechtes nachweisbar ist, kommt unzweifelhaft indirekte Kernteilung vor.“

Es sei nebenbei bemerkt, daß die zahlreichsten Mitosen sich beim Axolotl in der Wandung der Urnierenkanälchen finden.

Schon Jürgenson konstatierte, daß die Genitalfalte ausschließlich aus Keimelementen und Peritonealzellen besteht. Beim Amblystoma bestätigt sich dieser Befund nur bis zu einem gewissen Grade, nämlich bis in die Stadien, wo die Einwirkung der Urniere und der Sexualorgane auf einander ins Auge fällt. Schon die Nachbarschaft derselben spricht für ihre Verwandtschaft mit einander und je kontinuierlicher man die Serien verfolgt, desto augenscheinlicher wird sie. Diese Tatsache unterliegt keinem Zweifel, sie ist durch die Untersuchungen hervorragender Forscher festgestellt. Wie ein roter Faden zieht in ihren Publikationen die Lehre von „Segmentalsträngen“, „Urogenitalsträngen“ hindurch; allein diese Theorien weichen von einander ab.

Die Differenzierung des Hodens führt Waldeyer hauptsächlich auf die Bildung der Samenkanälchen zurück, an deren Entstehung das Epithel Anteil hat, er hält es für wahrscheinlich, daß sie sich aus engen Kanälchen entwickelt haben, die vom dorsalen und medialen Teil der Urniere in den Hoden hineinwachsen. Durch die Untersuchungen von C. K. Hoffmann, Braun, Weldon, Egli wurde die Bedeutung der Segmentalstränge in den Vordergrund gerückt, sie machten sie zum entscheidenden Faktor bei der Metamorphose der indifferenten zur männlichen oder weiblichen Drüse.

Semon leitet sein „Keimdrüsennetz“ aus den Segmentalsträngen ab, sie gestalten sich zu einem System, in dem man unterscheiden muß: α) Stränge, die von der primären Malpighischen Kapsel ausgehen und von streng segmentalem Charakter sind, β) aus denselben sich abzweigende Aeste für die Nebenniere (Nebennierenstränge,

γ) ventralwärts das Keimdrüsennetz, welches beim Männchen als Ausführungsweg der Geschlechtsprodukte bleibt während es beim Weibchen durch Aushöhlung zum Längskanal wird (Ovarialkanal). Braun schließt sich der Semonschen Ausführung an: die Segmentalstränge bilden sich aus den Malpighischen Körperchen, ihre Zahl ist gleich den letzten, da die Kapsel des Malpighischen Körperchens ein Teil des Segmentalkanälchens ist. Bei Eidechsen haben die Stränge keine scharfe Grenze, deutlich dafür sind sie bei Anguis fragilis und Platydactylus facetanus. In Uebereinstimmung mit Balfour und Semper steht C. K. Hoffmann in seinen Veröffentlichungen über die Selachier. Der Uebergang vom indifferenten Stadium besteht darin, daß die Ureier in die Vermehrung treten und in die Sexualstränge hineinwachsen. Kölliker beschreibt die Sexualstränge als Markstränge und schreibt ihnen eine Rolle bei der Follikelbildung zu. Rouget bestätigt die Angaben Köllikers. Er leitet die Eier aus dem Keimepithel und die Follikel aus den Marksträngen ab. Von Mihalkovics kommt in seinen Referaten über die Entwicklung des Urogenitalsystems bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren zu der Ueberzeugung, daß das Urei, die „große Geschlechtszelle", seiner Terminologie nach, nicht direkt zur Bildung der Eier beiträgt: „daß aus dem archiblastischen Material des Mesoderm herausdifferenzierte Epithelgebilde unter die parablastischen Elemente der Geschlechtsdrüse hineingelangen, wo sie durch Teilung zur Bildung der Gesamtmasse des Keimdrüsenblastem beitragen." Er legt das Hauptgewicht auf die Bedeutung der Nebenniere bei der Differenzierung der Geschlechtsdrüse, „man kann mit einigem Rechte sagen, daß die Nebennieren abgetrennte Teile der geschlechtlich undifferenzierten, also auf einem niedrigen Stadium der Entwicklung stehende Geschlechtsdrüsen sind". Die Sexualstränge beeinflussen die Bildung der definitiven Geschlechtsdrüse in dem Sinne, daß sie in den Dienst des Ureies treten

und als Follikelepithel sich gestalten. Bei der Differenzierung der Drüse zum Hoden verschwinden sie. Prenant meint, daß die Sexualstränge durch Autodifferenzierung aus dem Stroma zustande kommen. Janosik stellt bei Säugetieren den Zusammenhang der Markstränge mit dem Malpighischen Körperchen fest. Bühler konstatiert, daß auch Follikelzellen ebenso wie die Eiballen ihren Ursprung im Keimdrüse bei Amblystoma läßt sich erst dann feststellen, Epithel der Urniere herleiten lassen.

Die Wechselbeziehungen zwischen der Urniere und der Keimdrüse bei Embbystoma läßt sich erst dann feststellen, wenn das Stützgewebe des Organs zum Vorschein kommt. Das geschieht, wenn der Embryo die Länge von ungefähr 27 mm erreicht hat. Die Beziehung der Urniere zur Geschlechtsdrüse besteht hier allein in der Versorgung derselben mit Stützgewebszellen und Gefäßen. Zwischen den Blättern des mesenterialen Bandes der Keimdrüse verlaufen zarte Endothelien der Blutgefäße, die von den Malpighischen Körperchen der Urniere aussprossen, in die Drüse hineinziehen und sich hier verteilen. Gleichzeitig und in Begleitung von Gefäßen proliferieren die Stützgewebszellen, welche als Zellkerne mit fadenartigen Ausläufern sich kennzeichnen. Sie verlaufen in lockeren Zügen bei einigen Tieren und dichter aneinander gedrängt bei anderen. Von strangähnlicher Zellengruppierung sieht man nichts; in einem einzigen Fall, wo eine ähnliche Anordnung gegeben war, lag ein Kunstprodukt vor, dessen Deutung im deskriptiven Teile sich befindet. Brunn bei Vögeln und Mitsukuri bei Säugetieren sprachen sich für das Vorhandensein des indifferenten Bindegewebes in der Nähe der Segmentalstränge aus und weisen auf ihren Zusammenhang mit einander hin. Ich bin geneigt, die Bildung der Bindegewebszellen in Beziehung zur Wandung der benachbarten Blutgefäße (Vena cava inf. renales, spermatica interna) zu stellen. Dafür spricht nicht nur die Gleichzeitigkeit in der Entstehung beider Ge-

bilde, sondern auch der Umstand, daß die Anhäufung von Bindegewebszellen in der Umgebung der Gefäße am stärksten ist. Ohne, durch den Rahmen meiner Arbeit beschränkt, mein Urteil darüber als sicher hinstellen zu können, lasse ich die Entscheidung der eingehenderen Untersuchung vorbehalten.

Die Proliferation der Stützgewebszellen geht nach zwei Richtungen vor sich; einerseits dringen sie mit den Blutgefäßen in die Geschlechtsdrüse hinein, andererseits lagern sie sich im basalen Teil derselben, vermehren sich hier stark durch indirekte Kernteilung und tragen in großem Maße zur Vergrößerung des Organs bei. Die Regelmäßigkeit im Auftreten dieser Gruppierung führt zur morphologischen Selbständigkeit dieser Elemente, sie bilden an der Basis der Drüse das Corpus adiposum.

Von Wittich beschreibt die Fettkörper bei nackten Amphibien, wo sie an dem vorderen Teil der Genitaldrüse durch fettige Degeneration derselben entstehen. Giles nimmt ihre Entstehung bei Rana temporaria aus dem Pronephros an. Sie scheiden sich von der Urnierenanlage ab, um in Verbindung mit der Geschlechtsanlage zu kommen. E. Giglio-Tos befaßt sich mit der Genese des Fettkörpers und bezeichnet seine Entstehung aus der Adventitia der Vena cara posterior als Proliferation von Zellen in Form von Tuberkeln am vorderen Ende der Geschlechtsdrüse. Nach M. Bouin bildet sich das Corpus Adiposum aus den Mesenchymzellen des Wolffschen Körpers. „Les deux organes perment naissance tout deux aux depens d'une ébauche unique, dont la partie antérieure, partie dans laquelle on ne voit pas se différencier d'ovules primordiaux, deviendra le corps adipeux; la partie moyenne pourvu d'ovules primordiaux deviendra la glande génitale. La partie postérieure tout comme la partie antérieure dépourvu d'ovules primordiaux disparaîtra et pourra même dans cer-

tains cas donner, au moins transitoirement, un faux corps adipeux."

Nähere Angaben über die Entwicklung des Fettkörpers fehlen, obwohl einzelne Autoren demselben eine physiologische Bedeutung im Organismus des Tieres zuschreiben und sich gegen die Theorie aussprechen, die sie für ein Degenerationsprodukt erklärt.

Bei Amblystoma bildet sich das Corpus adiposum im ganzen Verlauf der Geschlechtsdrüse, im Gegensatz zu den Anuren, wo das Fettkörperchen sich bekanntlich dem Kopfteil der Drüse anlegt. Das Corpus adiposum entsteht aus den Stützzellen, welche an der Basis der Geschlechtsdrüse in der Nähe vom Aufhängeband derselben lokalisiert sind. Seine Zellen sind von derselben Qualität wie die im Mark der Drüse und nur durch ihre Lokalisation und regsame Vermehrung bestimmen sie das Corpus Adiposum. Die erste Spur seiner Anlage bildet sich dann, wenn die übrigen Stützgewebszellen in der indifferenten Drüse auftreten und die Gefäße in derselben erscheinen. Ursprünglich behalten sie den kontinuierlichen Zusammenhang mit dem Parenchym der Drüse, welcher sich allmählich dadurch verliert, daß sich durch Zunahme an Volumen eine knieförmige Ausbiegung bildet, die definitiv zu einem morphologisch selbständigen Gebilde wird. Die corpora adiposa entwickeln sich ungleichmäßig bei den beiden Geschlechtern; während sie sich beim Männchen zu einem voluminösen Körper gestalten, bleiben sie beim Weibchen rudimentär. Neben dem verhältnismäßig kleinen Hoden zeigt es sich als ein unabhängiger Körper, der reichlich Blutgefäße enthält und die Größe des Geschlechtsorgans selbst erlangt. Dadurch erhält der Fettkörper beim Männchen die Bedeutung eines für sich funktionierenden Organs, während er beim Weibchen zur Zeit der Eibildung dem Ovarium untergeordnet ist.

Der Uebergang vom indifferenten Stadium der Geschlechtszelle zur Spermatogonie geschieht beim Männchen

auf dem Wege der Umformung ihres Kernes, ohne daß dabei die Zelle an Volumen wesentlich zunähme, beim Weibchen vollzieht sich dies durch Vergrößerung des Volumens der Zelle. Die Zunahme der Ovogonie, welche gleichzeitig mit dem Auftreten der Bindegewebszellen in der äußeren Follikelschicht zum Ausdruck kommt, mehrreihiges Auftreten dieser Zellen um die Ovogonie herum, bei andauernd geringer Größe der Spermatogonie und ihrer Hüllen, beweisen, daß die Stützzelle beim weiblichen Geschlecht eine trophische Bedeutung hat und in der Entwicklung des Eies ihr eine entscheidende Rolle beigemessen werden muß.

Wie aus den angeführten Abbildungen sexuell-differenzierter Drüsen, eines Ovariums von einem 6 cm langen Tiere (Fig. 3) und einer Testis eines 10 cm langen Tieres (Fig. 4) zu erkennen ist, spielen sich die differential-diagnostisch bedeutsamen Vorgänge bei beiden Geschlechtern im Bereiche der Zelle selbst und ihrem Ausführungswege ab. Der Uebergang vom indifferenten Stadium zum Eierstock vollzieht sich beim Axolotl viel früher als der zum Hoden. Die Tiere von 6 cm Länge sind an ihren großen Ovogonien als Weibchen zu erkennen, während beim Männchen sich die Spermatogonien später bilden und in der Größe zurück bleiben (Fig. 2). Der Hoden behält kleine Dimensionen im Verhältnis zum Eierstock und unterscheidet sich wesentlich von demselben im Bau des Organs. Durch das ganze Ovarium zieht der weite Ovarialkanal, um welchen die Ovogonien herumgelagert sind. Im Mediastinum des Hodens bildet sich das Rete testis in Form von engen Kanälchen, welche die Drüse in Ampullen zerlegen.

Die hauptsächlichsten zytologischen Ergebnisse sind folgende: die aus indifferenten Keimzellen hervorgehenden Spermatogonien sind Zellen, deren Größe die des Ureies nicht übertrifft. Sie enthalten wenig Zytoplasma, der Kern füllt fast den ganzen Zellleib aus. Das Chromatin ordnet sich zu Chromosomen an, die vereinzelt sind oder sich im

Stadium der Zweiteilung befinden. Die Geschlechtszelle befindet sich in der Prophase zur indirekten Teilung. Der Nukleus männlicher Spermatogonien ist durch seine „lappigen“ Konturen gekennzeichnet, er ist unregelmäßig gezackt, bildet Vorsprünge und Einbuchtungen; es bleibt dabei der Zusammenhang der Kernmembran ununterbrochen. Nukleoli sind zu einem oder zu mehreren im Kern vorhanden. Das Zytoplasma der Spermatogonie bleibt von feiner netzartiger Beschaffenheit. — Zum Unterschied von der Ovogonie, wo der follikuläre Bau der Geschlechtszellen evident ist —, bleiben die Spermatogonien lange noch nicht scharf von einander getrennt, so daß zwei Spermatogonien in einem und demselben Follikel sich befinden.

Die angeführten Abbildungen veranschaulichen aufs deutlichste die oben geschilderten Verhältnisse.

Zusammenfassung.

I. Die Geschlechtsdrüsen des Amblystoma machen im Laufe der Entwicklung drei Stadien durch:

1. das des primordialen Geschlechtszellenstranges,
2. der indifferenten bilateralen Geschlechtsdrüse (Fig 1),
3. der sexuell differenzierten Geschlechtsorgane (Fig. 2 und 3).

II. Sexuelle Differenzierung vollzieht sich α) durch die Entwicklung des Dimorphismus in der Geschlechtszelle selbst: die Ovogonien entwickeln sich aus den indifferenten Geschlechtszellen (Fig. 3) durch mehrmalige Vergrößerung des Volumens, sie besitzen eine wabige Anordnung der Chromatinsubstanz. Die Spermatogonie wird charakterisiert durch die Beschaffenheit ihres Kernes, welche „lappig“ ist (Fig. 4). Das Ovarium in seinem Modus der Ovogonien-

bildung schließt diese Entwicklungsform aus; β) Ausführungsgänge; γ) Fettkörperbildung: rudimentär für Weibchen und eines eigene Gefäße tragenden Organs beim Männchen.

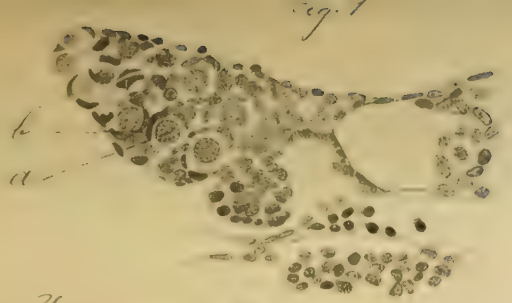


Fig. 1

Testicules vus de face

a Urinelle

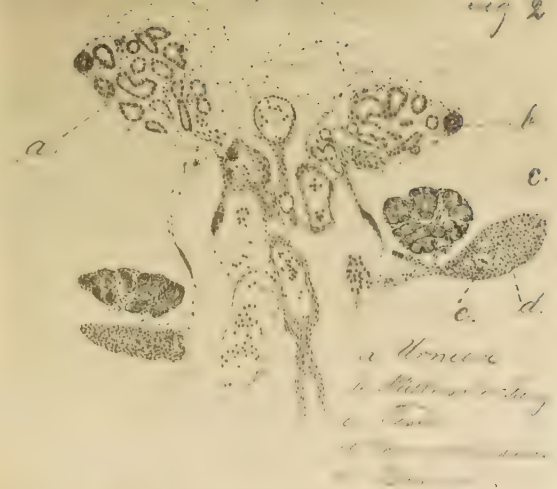
b Peritonéale

Fig. 3.

a Ovarium

b Canal

c



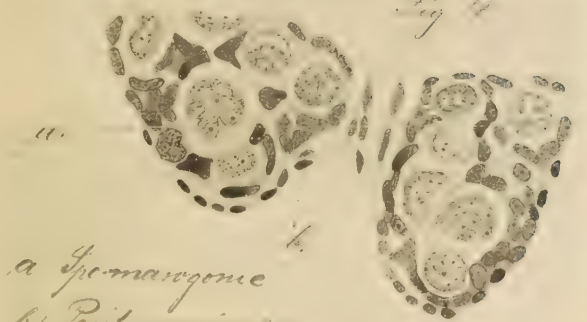
a Uretère

b

c

d

Fig. 4



a Spermatogone

b Péritonéale

Herrn Geheimrat Prof. O. Hertwig bin ich für die Erlaubnis, das Tiermaterial aus dem Aquarium des biologischen Instituts zu benutzen, sowie für seine Aufmerksamkeit und sein Interesse im Laufe meiner Arbeit zum verbindlichsten Dank verpflichtet.

Literatur.

Bouin M., Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria. Arch. d. Biol. t. XVII, 1900.

—, Corps adipeux chez rana temporaria Bibl. anat. VII, 1899.

Buhler A., Beiträge zur Kenntnis der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge beim Fuchs und Menschen. Zeitschrft. f. wiss. Zool. Bd. LVIII 1894.

— und Felix, Entwicklung der Geschlechtsorgane. Handbuch der vergl. und exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig, 1901—1906.

Bütschli O., Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandl. von Senkenberg. Naturforsch. Gesellschaft Bd. II. 1876.

Dustin A. P., Recherches sur l'origine des Gonocytes chez les Amphibies. Arch. de Biol. T. XXIII, 1907.

Duesberg J., La Spermiogénèse chez le rat. Arch. für Zellforsch. Bd. II Heft I, 1908.

v. Davidoff, Ueber freie Kernbildung in Zellen. Sitzungsberichte der Ges. für Morphol. u. Physiol. in München Bd. III, 1887.

v. Egli Th., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane I. Zur Entwicklung des Urogenitalsyst. beim Kaninchen, 1876.

Erdmann R., Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma usw. Arch. f. Zellforsch. Bd. II Heft I, 1908

Flemming W. Zelle, Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte Bd. IV, 1894.

Fürbringer M., Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorg. der Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd. IV, 1878.

Giglio-Tos E., Sull'origine dei corpi grassi negli Anfibi Atti R. Academia Reale delle scienze di Torino vol. XXXI, 1895—1896.

Götte A., Entwicklungsgeschichte der Unke, 1875.

Häcker, V. Die Eibildung bei Cyclops und Carthocamptus. Zool. Jahrb. V, 1892.

Hertwig O., Die Zelle und Gewebe II, Jena 1898.
— Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, 6 Bde., Jena 1901—1906.
— Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. für mikr. Anatomie Bd. 36, 1890.
Hertwig R., Ueber die Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zellteilung und Befruchtung. Sitzungsber. der Ges. für Morph. und Phys. in München Bd. IV, 1888.
Hoffmann C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, 1886.
Janosik S., Histoelogisch - embriologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Wien Bd. XCI, 1885.
Korschelt E., Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 60, 1895.
v. Lenhossek M., Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen 1903.
Maréchal S., Sur l'ovogenèse des celaciens et des quelques autres chordates. La Cellule XXIV, 1907.
v. Mihalkovics G., Entwicklung des Harn und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Histolog. Vol. II Heft I, 1885.
Müller J., Bildungsgeschichte der Genitalien, 1830.
Nagel M., Das menschl. Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31, 1888.
— Ueber die Entwicklung des Urogenitalsyst. des Mensch. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34, 1889.
Nußbaum M., Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreiche. Arch. f. mikr. Anat. XVIII, 1880.
— Der Geschlechtsteil der Froschniere. Zool. Anz. Bd. XX, 1897.
Ostroumoff, Studium zur Phylogenie der äusseren Genitalien bei Wirbeltieren. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. XI, 1893.
Plato S., Zur Kenntnis der Anatomie u. Physiologie der Geschlechtsorgane. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII, 1897.
Pflüger E., Die Eierstöcke der Säugetiere u. der Menschen 1863.
Rathke H., Resultate der Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge der Wirbeltiere, 1825.
— Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Schr. der Naturf. Ges. zu Danzig Heft IV Bd. I, 1825.
Schleip W., Vergleichende Untersuchung der Eireifung. Greef, Arch. f. Zellforsch. II. Bd. 3. Aufl., 1909.
Semon R., Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen. Ser.-Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXI, 1887.
Semper C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Be-

deutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arbeiten aus dem zool - zoot. Inst. in Würzburg Bd. II, 1875.

Skrobanski K., Beiträge zur Kenntnis der Oogenes bei Säugetieren Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18, 1880.

Straßburger E., Kontroversen d. indirekten Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII, 1884.

van Beneden E., De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire charactère sexuel de deux feuilles primordiaux de l'embryon; hermaphroditisme morphologique etc. Bullet. de l'Académie Royale de Belgique 2. Série T. XXXVII, 1874.

Waldeyer W., Eierstock u. Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane, 1870.

Weissmann A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, 1892.

von Wittich, Beiträge zur Morphologie und histolog. Entwicklung der Harn- u. Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. IV, 1853.

v. Lavalette St. George. Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. XII, 1876.

Lebenslauf.

Ich, Jadwiga Bukowska, wurde geboren am 3. Dezember 1882 zu Smiela als Tochter des Josef v. Bukowski. Ich besuchte das Gymnasium zu B-Cerkiew bei Kiew und bestand die Prüfungen am 4. Warschauer Gymnasium im Jahre 1904. Auf den Universitäten Wien, Bern und Berlin widmete ich mich dem Studium der Medizin unter den Professoren Ebner v. Rofenstein, Exner, Wiesener, Strasser, Langhans, Hertwig, Orth, Bumm, Olshausen, Kraus, Bier, His und anderen. Am 2. Juli 1909 meldete ich mich bei dem Dekan der Berliner medizinischen Fakultät zur Doktorprüfung und bestand sie am 27. Juli.